植 物 分 类 学 报 34(6):577～585(1996)
Acta Phytotaxonomica Sinica

喉毛花的胚胎学研究*

刘建全　何廷农
(中国科学院西北高原生物研究所，西宁 810001)

THE EMBRYOLOGICAL STUDIES OF *COMASTOMA PULMONARIUM* (GENTIANACEAE)

Liu Jian-quan　Ho Ting-nong
(*Northwest Plateau Institute of Biology*, *Academia Sinica*, Xining 810001)

Abstract This paper describes embryological characters of *Comastoma pulmonarium* (Turcz.) Toyokuni for the first time, with an aim of discussing the systematic position of the genus *Comastoma*. The development of anther walls conforms to the dicotyledonous type. All tapetum cells origin from the primary parietal cells. The tapetum with uninucleate cells is of secretory type. The epidermis persists while endothecium degenerates. Cytokinesis in the microsporocyte meiosis is of simultaneous type and microspore tetrads are tetrahedral. Pollen grains are 3-celled. The ovary is bicarpellate, unilocular with eight series of ovules and typical with parietal placentation. The ovule is unitegmic, tenuinucellate and anatropous. The embryo sac originates from a single-cell archesporium. The chalazal megaspore in linear tetrad is the functional one. The development of embryo sac is of the Polygonum type. Before fertilization, two polar nuclei fuse into a secondary nucleus. Three antipodal cells persist while divide into 8～12 cells, each of which is multiseriate containing more than 3 nuclei. The size of the antipodal cell is enlarged to be several times bigger than the normal cell. The haustorium formed from antipodal cells is distinct. Fertilization is porogamous. The pollen tube destroys a synergid to enter embryo sac and discharge the two sperms. One of the sperms fuses with the egg cell to form the zygote while the other with the scondary nucleus to form the primary endosperm nucleus almost simultaneously. The fertilization conforms to premitotic syngamy type. The development of the endosperm is of the Nuclear type. The early several divisions of the endosperm nuclei are simultaneous and each nucleus contains 2～3 nucleoli. The embryogeny corresponds to the Physalis I variation type of the Soland type. The antipodal cells form a layer of "out endosperm" just out of the endosperm nucleus layer and degenerate after the division of the zygote. Compared with *Gentiana*, *Gentianella* and *Lomatogonium*, *Comastoma* is embryologically more closely related to *Gentianella* than to *Gentiana* and

* 国家自然科学基金资助课题。本文承陈祖铿教授指导和审阅，在此深表谢意。
1995-07-27 收稿，1996-01-15 收到修改稿。

Lomatogonium. It shares more embryological similarities with *Gentianella* than the other two genera, but differs from *Gentianella* in some important characters such as ovule curvature, ovule series, placentation and the path of pollen tube. However, these diagnostic characters are usually used to circumscribe the taxon above the generic rank. Therefore, from embryological evidence, *Comastoma* is better bestowed as a generic rank. This genus is more primitive than *Gentianella* according to evolutionary trends of the embryological characters.

Key words *Comastoma*; embryology; taxonomy; systemtics

摘要 本文首次系统地记载了喉毛花属的胚胎发育过程，并以此为依据讨论了该属的分类等级和系统位置。喉毛花花药四室；药壁发育属双子叶型；绒毡层单型起源，细胞具单核，属腺质绒毡层；一层中层细胞；花药壁表皮层宿存，纤维状加厚和膨大；药室内壁减缩。小孢子母细胞减数分裂为同时型，四分体的排列为四面体型；成熟花粉为3-细胞型。子房为2心皮、1室，典型的侧膜胎座，胚珠8列，胚珠胎座靠近两心皮腹缝线。薄珠心，单珠被，倒生胚珠。大孢子母细胞减数分裂形成的4个大孢子呈直列式排列，其中合点端的大孢子具功能。胚囊发育为蓼型。极核在受精前融合为次生核。反足细胞宿存、分裂为8～12个，每个细胞均多核和异常膨大，反足细胞形成的吸器明显。异花传粉，珠孔受精。花粉管通过破坏一助细胞进入胚囊。受精作用属于有丝分裂前配子体融合类型。胚乳发育为核型，每核含2～3核仁。胚胎发育为茄型酸浆I变型，成熟种子胚只发育至球形胚阶段。反足细胞在合子分裂之后才开始退化，在胚的发育过程中反足细胞在胚乳层之外形成一层染色深、类似"外胚乳"的结构。比较喉毛花、龙胆属、假龙胆属以及肋柱花属的胚胎学特征表明喉毛花与假龙胆属的亲缘关系最近，在分类等级上作为一个独立的属较为合适，在系统位置上它比假龙胆属更为原始。

关键词 喉毛花；胚胎学；分类；系统位置

喉毛花属 *Comastoma* 的亲缘关系、分类等级和系统位置长期有争议。Wagenitz(1964)和 Hutchinson (1959)把喉毛花群作为龙胆属中的一个组。Pringle (1978)和 Gillet (1957)则认为它是广义假龙胆属 *Gentianella* 中最特化的类群，因此将它作为该属的一个组或亚属。Holub (1968,1967)，何廷农等(1988)及 Ho *et al*. (1990)均把它作为一个独立的属来处理，认为它与狭义假龙胆属的亲缘关系最近。Toylokuni (1962,1961) 虽然把它作为一独立的属，却认为它与假龙胆属和龙胆属的亲缘关系均较远，而与肋柱花属 *Lomatogonium* 亲缘关系最近。Love (1961,1956) 则进一步把该类群直接放在肋柱花属，作为其中的一个组。关于该属的胚胎学研究，尚未有任何记载。本文以藏药喉毛花 *Comastoma pulmonarium* (Turcz.) Toyokuni 为代表，较详细地记载了该属的胚胎学特征，试图以此为依据来讨论该属的分类等级和系统位置，并为藏药喉毛花的引种栽培与开发利用提供理论依据。

1 材料和方法

研究材料主要采自青海省门源县中国科学院高寒草甸生态系统开放站(凭证标本：刘建全 9201，存于 HNWP)，并以采自青海省玛沁县大武乡的材料作补充(凭证标本 H. B. G. 566)。固定时，分别选取不同发育时期的花蕾或已开花、受精以及胚已形成的材料和已成熟的种子用 FAA 固定 24～48 h，然后转入 70%乙醇中保存。材料经爱氏苏木精整染 3～5 d 后，用 1%氨水反蓝，再经常规乙醇脱水，石蜡包埋。切片厚度 5～10 μm。一部分材

料直接脱蜡、分色、封片;另一部分材料进行番红-固绿对染,观察细胞壁的变化。所有制片均用中性树胶封片。在 Olympus 显微镜下观察和照相。

2 观察结果

2.1 小孢子的发生及雄配子体形成

2.1.1 小孢子发生 雄蕊原基四个角偶表皮下的 5～7 个孢原细胞(图版 1:1)平周分裂形成初生造孢细胞和初生壁细胞,初生造孢细胞进一步形成分裂造孢细胞和小孢子母细胞(图版 1:2)。小孢子母细胞的减数分裂为同时型,即第一次并不形成细胞壁,紧接着就进行第二次分裂(图版 1:3)。4 个小孢子在四分体中的排列主要为四面体型(图版 1:4)。

2.1.2 花粉的发育 四分体分离形成单个单核的小孢子(图版 1:5)。随后小孢子的中央出现一个大液泡,大液泡将细胞核由中央挤向细胞壁一侧,形成单核靠边期(图版 1:6)。单核紧靠小孢子壁进行有丝分裂,形成营养细胞和生殖细胞。后来,生殖细胞再进行一次有丝分裂形成两个精子。散粉时为 3-细胞花粉。花粉极面观近圆形,三孔沟(图版 1:7)。雄蕊先熟;花粉散粉时,雌配子体只发育至四核胚囊时期。

2.1.3 药壁的分化及绒毡层细胞的形成与演变 花药壁成熟时由 4 层细胞组成,从外到内依次为:表皮层、药室内壁、中层和绒毡层(图版 1:2～3)。喉毛花的药壁发育属双子叶型(Davis,1966),药室内壁和中层均共同来源于初生壁外层细胞。中层细胞退化早。绒毡层均来源于初生壁内层细胞(图版 1:2),属单型起源。绒毡层细胞多为单核,少 2 核(图版 1:3～4),于小孢子母细胞减数分裂时期在原位开始退化(图版 1:3～5),为腺质型。药室内壁不发达,在花粉成熟过程中呈明显的减缩状态,纤维状加厚也不明显(图版 1:6～7)。但表皮层完整,细胞柱状伸长,纤维状加厚显著(图版 1:6～7)。

2.2 大孢子发生及雌配子体发育

2.2.1 胚珠的发育和大孢子发生 在小孢子母细胞时期,从幼小的花蕾横切面上可以看到两心皮腹缝线两侧各有一个胎座形成,每个胎座呈二叉状分枝,顶端着生两个胚珠。这样,在子房横切面上共有 8 列胚珠(图版 2:8)。每一腹维管束进入半个胎座之后,再分枝进入两个胚珠。两心皮相邻的腹维管束均接近腹缝线,距离较近,有相互融合的趋势。这同龙胆属和假龙胆属中 4 条腹维管束相互之间的距离相等、离两心皮腹缝线较远而有所不同。喉毛花的这种胎座类型应属典型的侧膜胎座(Gopal *et al.*,1962;Eames,1961;Puri,1952),单珠被,倒生胚珠,未发现珠被绒毡层和珠心冠原,珠被表皮在胚囊的发育过程中未发生特化。

胚珠为薄珠心,珠心表皮下的孢原细胞(图版 2:9)直接发育为大孢子母细胞。大孢子母细胞减数分裂形成二分体和四分体,四分体排列呈直线式(图版 2:10～11)。珠孔端的三个大孢子相继退化,合点端大孢子发育为功能大孢子(图版 2:12)。

2.2.2 胚囊的发育及雌配子体的形成 功能大孢子发育形成单核胚囊(图版 2:13),进一步分裂形成二核胚囊(图版 2:14～15)、四核胚囊(图版 2:16～17)、八核胚囊(图版 2:18～19)。随着珠心逐步解体,胚囊腔逐渐拉长、加宽。喉毛花的胚囊发育属蓼型。

八核胚囊后期,珠孔端和合点端分别分化出上、下极核,上、下极核移向胚囊中部(图版 3:20),两极核紧贴并融合形成次生核,次生核移向珠孔端靠近卵器(图版 3:21,23,

25)。两助细胞与卵多呈品字形排列,助细胞中未发现明显的丝状器,而助细胞在珠孔端则细长、呈锲形,类似吸器结构(图版 3:22,25),这与龙胆科其它属如龙胆属(李惠娟等,1994;朱学红等,1989)、假龙胆属(刘建全等,1996)的助细胞的形状不同。

反足细胞的分裂是从八核胚囊开始分化时开始的。首先,反足细胞核分裂,形成多核,并大都集中于合点端(图版 3:20);然后,核沿胚囊壁向珠孔端扩散和分裂,并细胞化,反足细胞后期的分裂并不伴随细胞的分裂,常形成内多倍体,每个细胞 3～5 个核仁,因此形成的反足细胞体积比一般细胞大 2～3 倍,雌配子体成熟时共有 8～12 个膨大和染色较深的反足细胞(图版 3:21～27)。反足细胞在合点端形成明显的反足吸器,深入珠心组织(图版 3:21,24～26)。反足吸器的形成与反足细胞营养吸收、储存和转移的功能有关。

成熟胚囊由两助细胞和卵细胞组成的卵器、靠近卵器的次生核以及 8～12 个多核、膨大、宿存的反足细胞组成。

2.3 受精

柱头开放时,花药传粉已基本结束。喉毛花显然为异花受精。柱头受精后立即关闭,花冠和流苏也随之紧闭,不再开放。花粉管在珠孔端通过破坏一个助细胞进入胚囊(图版 3:28)。喉毛花为典型的珠孔受精。花粉管宿存的时间较长。花粉管释放出两个精子,其一进入卵细胞,与卵核融合形成合子(图版 3:30)。在卵核内精核染色质分散,出现增大的雄性核仁,雌雄核仁的融合一般发生在分裂之前,因此,喉毛花的受精属于有丝分裂前型。另一精子与次生核融合形成初生胚乳核(图版 3:29)。精子与次生核的融合略早于精核与卵核的融合。初生胚乳核和合子均具有很短的休眠时间,初生胚乳核的体积比合子大(图版 3:31)。初生胚乳核早于合子的分裂。

2.4 胚乳的发育

喉毛花的胚乳发育属于核型。初生胚乳核离开合子进行第一次有丝分裂,产生两个胚乳游离核,随后两个核经过多次同步的有丝分裂,产生多个胚乳游离核(图版 4:38)。每个游离胚乳核含 2～3 个核仁(图版 4:39)。游离胚乳核先分布于珠孔端合子附近,后来随着数目的增多渐向合点端扩展。在宿存的反足细胞之内形成一圈游离胚乳核,而中心则无游离胚乳核分布(图版 4:40～41)。八细胞原胚时期,珠孔端胚乳核开始形成细胞壁,细胞壁沿胚囊四周扩展,最后才向心发育(图版 4:42)。细胞壁形成后,胚乳细胞通过有丝分裂向胚囊中心分布,最后占据整个胚囊,并包围原胚。种子散落球形胚时,靠近胚的少量胚乳细胞分解并为胚所吸收(图版 4:37)。

宿存的反足细胞在游离胚乳核之外形成一层染色较深、类似"外胚乳"的结构(图版 4:40～41)。反足细胞退化时间晚,在 4 细胞原胚时才开始退化,是从靠近珠孔端开始退化的,核逐渐变得模糊,核仁不清楚(图版 4:39～41)。游离胚乳核或胚乳细胞通过有丝分裂占据其退化后的空间。反足细胞的退化,延续的时间长,在球形胚时还能在合点端发现反足细胞及反足吸器的踪影。喉毛花反足细胞的情形与黑边假龙胆相似(刘建全等,1996),其功能可能也是早期吸收珠心营养,然后在胚胎发育的早期,通过胚乳将营养转移于胚乳中储存;或者直接分解供给胚胎的早期发育,与一般胚乳所行使的功能不十分一致。

2.5 胚的发生及种子形成

喉毛花胚的发育如图 1。合子在 8～12 个游离胚乳核时开始第一次横裂,形成一顶细

胞(Ca)和一基细胞(Cb)组成的二细胞原胚(图版 4:32)。基细胞和顶细胞同时进行第二次横裂形成直线型四细胞原胚(图版 4:33),依次为细胞 L,L',M,Ci。四细胞原胚进行第三次横裂形成直线型的八细胞原胚(图版 4:34,42),8 个细胞分别为 L1, L2, L'1, L'2, M1, M2, Ci1, Ci2。11 和 12 进行纵向、斜向分裂,最终形成子叶(Pvt)和茎尖原基(Pco);L'1 和 L'2 多次纵裂和横裂形成上下胚轴原基(Phy);M1 横向和纵向分裂两次形成根冠层(Co); M2, Ci1 先纵裂、然后再横裂一次形成两列细胞的胚柄(S),基部的 Ci2 不纵裂(图版 4:35～36.图 1)。由于在喉毛花胚的发育过程中,基细胞分裂而来的细胞未参与胚的形成,因此它属于茄型。根据 Johansen (1950)对茄型变型的划分,喉毛花胚的发育过程中,四细胞原胚顶端的一细胞(L)只形成叶子和茎尖原基,原胚第三代细胞由 8 列细胞组成,因此它属于茄型酸浆 I 变型。种子成熟时,胚只发育到球形胚后期,胚体周围的少量胚乳细胞也开始解体(图版 4:37)。种皮为单层细胞,其表面微突,无内种皮细胞。种子具有后熟作用,可能是对高山低温的一种适应作用。

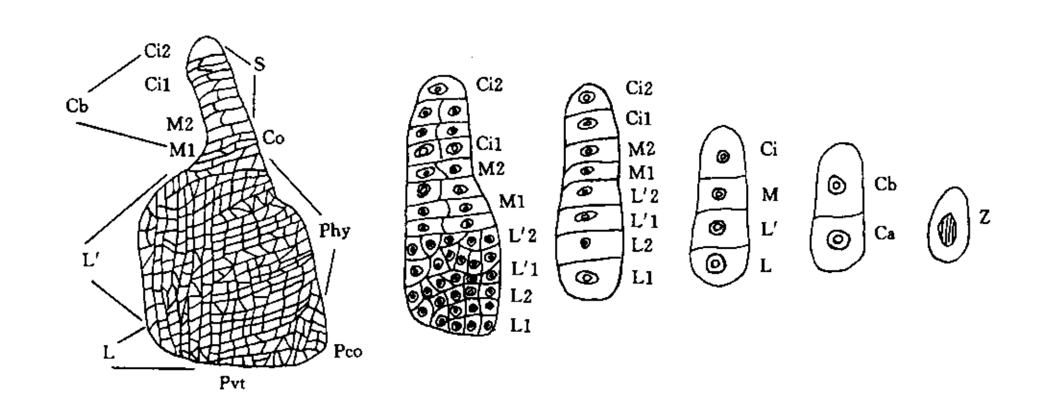


图 1(Fig. 1)

3 讨 论

3.1 喉毛花属的亲缘关系

喉毛花属的亲缘关系、系统位置和分类等级长期争论不休,有人认为与龙胆属、假龙胆属以及肋柱花属有亲缘关系。下面的对喉毛花属与相关属胚胎学特征进行比较。

喉毛花属、龙胆属、假龙胆属和肋柱花属均属于龙胆科龙胆族。它们在如下特征上与 Rao *et al*. (1982)总结的龙胆族胚胎学特征相一致:花药四室;药壁发育双子叶型;小孢子母细胞减数分裂为同时型;2-或 3-细胞三孔沟花粉;薄珠心,无珠被绒毡层;单珠被;胚囊发育为蓼型;珠孔受精;核型胚乳;胚胎发育为茄型;种子含丰富的胚乳。

Wagenitz (1964)和 Hutchinson (1959)把喉毛花属这一类群归入龙胆属。胚胎学上,喉毛花属和龙胆属[仅依据李惠娟等(1994)、朱学红等(1989a,1989b)的研究]除具有上述族的共同特征外,还有胚珠倒生、花粉管进入胚囊时破坏一助细胞两特征。但是,喉毛花属与龙胆属存在的胚胎学特征差异较大,可总结如下:(1)喉毛花药壁发育过程中,中层一

层,药室内壁减退,表皮层纤维状加厚和膨大;龙胆属中层两层,药室内壁正常纤维状加厚,表皮层退化。(2)喉毛花属的绒毡层为单型起源,全部来源于初生壁细胞;而龙胆属的绒毡层来源于初生壁细胞和药隔分生组织,为二型起源。喉毛花属的绒毡层细胞不平周分裂,为单层细胞;而龙胆属的绒毡层多次平周分裂,形成2至多层绒毡层细胞,并在一些地方堆成"类胎座"(Placentoids)(Eames,1961),还有一些细胞进入药室,形成"横格(Trabeculae)(Steffen *et al.*,1958)似的不育组织。喉毛花属具典型的腺质型绒毡层,而龙胆属具非典型的腺质绒毡层。(3)喉毛花属子房横切面胚珠8列,为典型侧膜胎座;而龙胆属子房横切面有10～30列胚珠(Lindsey,1940),为超侧膜胎座(Gopal *et al.* 1962);喉毛花的助细胞无丝状器,但有类似吸器结构的锲状尾尖,龙胆属有明显的丝状器。(4)喉毛花属胚胎发育过程中,顶细胞并不参与胚柄的形成,八细胞原胚为直线型排列,胚胎发育为茄型中的酸浆Ⅰ变型;而龙胆属的顶细胞参与胚柄的形成,直线型六细胞原胚就开始纵裂,胚胎发育为茄型中的酸浆Ⅱ变型。(5)喉毛花属反足细胞增殖为8～12个,异常膨大,形成内多倍体和多核,并在胚乳核之外形成一层类似外胚乳的结构,退化时间晚,对胚胎的早期发育起着营养供给的作用,反足吸器明显;尽管龙胆属的反足细胞宿存,但只有少数情况下才增殖为4个,偶肥大,在合子分裂前退化干净,对胚胎的早期发育无影响。

Toyokuni (1962)和Love (1961,1956)认为喉毛花属与肋柱花属的亲缘关系最近。根据Rao (1982)以及作者的研究结果(待发表),肋柱花属虽与喉毛花属在胚胎学特征上共同点较龙胆属多,除族的共有特征之外,还有花粉管进入胚囊破坏一助细胞并宿存、反足吸器明显、反足细胞增殖为8～12个、异常膨大、形成内多倍体和多核、并在胚乳核之外形成一层类似外胚乳的结构等。喉毛花属与肋柱花属的差别也十分明显,如喉毛花属绒毡层为单型起源,药室内壁退化;而肋柱花属绒毡层二型起源,药室内壁纤维状加厚和膨大。喉毛花为倒生胚珠,肋柱花则为弯生或倒生胚珠。喉毛花属胚发育为茄型酸浆Ⅰ变型,游离胚乳核2～3个核仁;肋柱花属胚发育为茄型酸浆Ⅱ变型,游离胚乳核4～5个核仁。喉毛花属柱头不下延,而肋柱花属的柱头下延并能接收花粉。最后这一特征先后被许多学者在研究被子植物系统与分类时讨论过,并认为这一特征在被子植物的起源与进化中具重要意义,它不仅能反映植物的亲缘关系,也是类群、等级划分的重要标志(Heslop,1981; Eames,1961; Lindsey,1940)。

喉毛花属与假龙胆属(刘建全,何廷农,1995.黑边假龙胆的胚胎学研究.云南植物研究,待发表),具有最多相同的胚胎学特征:绒毡层单型起源,细胞单核;花药壁表皮层宿存,纤维状加厚和膨大;药室内壁减缩;反足细胞宿存、分裂为8～12个、每个细胞均多核和异常膨大、反足细胞形成的吸器明显;游离胚乳核含2～3核仁;胚胎发育为茄型酸浆Ⅰ变型;反足细胞在合子分裂之后才开始退化,在胚的发育过程中反足细胞在胚乳层之外形成一层染色深类似"外胚乳"的结构以及柱头不下延等重要的胚胎学特征。然而喉毛花属与假龙胆属也存在着重要的胚胎学差异,包括:喉毛花药壁发育过程中,中层一层;假龙胆属中层两层。喉毛花属子房横切面胚珠8列,为典型侧膜胎座,胎座和腹缝线均靠近心皮连接处且胎座呈叉状;而假龙胆属子房横切面有4列胚珠,减缩的侧膜胎座,胎座和腹缝线均远离心皮连接处。喉毛花属胚珠倒生;假龙胆属胚珠横生。假龙胆属珠心冠原存在;喉毛花属中未发现珠心冠原。喉毛花属助细胞在珠孔端则细长、呈锲形、类似吸器结构;假

龙胆属中未发现这种情形。假龙胆属花粉管进入胚囊时并不破坏一助细胞，两助细胞均完整宿存；而喉毛花属花粉管进入胚囊时多是破坏一助细胞。

上述比较表明：在龙胆族中，胚胎学特征，喉毛花属与假龙胆属具有最多的相似处，二者可能有较近的亲缘关系；而与龙胆属、肋柱花属差异较大，与它们间的亲缘关系较远。

3.2　喉毛花属的分类等级

如本文前言中所述，喉毛花属被不同的学者根据不同的特征分别归入龙胆属、假龙胆属和肋柱花属，或作为一独立的属。比较上述几属的胚胎学特征表明，喉毛花属与龙胆属、肋柱花属和假龙胆属的胚胎学特征差异均较大，而且这些特征差异无论在龙胆科还是在被子植物其它科或目中，均是判断高级分类群的重要特征(Tobe，1989；Palser 1975)。因此，从胚胎学的角度分析，将喉毛花这一类群作为属的等级来处理更为合适。

3.3　喉毛花属的系统位置

尽管一些作者(Ho，1990；Massias *et al.*，1982；Pringle，1978；Gillet，1957；Scharfetter，1953)都认为喉毛花类群与假龙胆类群的亲缘关系最近，但他们在对待两群植物的进化关系上存在不同的处理意见。一是认为喉毛花属比假龙胆属更为特化(Pringle，1978；Gillet，1957)；二是根据化学物质、古地质与现代地理分布分析结果提出，喉毛花比假龙胆更为原始(Massias *et al.*，1982；Scharfetter，1953)。

关于胚胎学特征演化极向的确定，已有许多作者进行过讨论(Tobe，1989；Johri，1984)，在此不再赘述。假龙胆属胚珠横生、珠心冠原存在、非典型珠孔受精、花粉管进入胚囊不破坏一助细胞、两助细胞完整宿存均是进化特征；而喉毛花属胚珠倒生，无株心冠原、花粉管进入胚囊破坏一助细胞等特征在被子植物大多数类群中，是一普遍存在的现象，应是原始特征(Tobe，1989；Johri，1984；Palser，1975；Davis，1966；Eames，1961)。Gopal (1962)和 Lindsey (1940)对龙胆科花部结构进行解剖之后，认为龙胆科胎座类型及胚珠、腹维管束位置存在扩张与减缩两种进化趋势。假龙胆属胚珠 4 列，胚珠与腹缝线均远离心皮连接处，胎座是减化的侧膜胎座，和喉毛花属相比，应是次生类型。综上所述，从胚胎学特征上分析，喉毛花属比假龙胆属在系统进化上更为原始。

参　考　文　献

朱学红，申家恒，1989a．东北龙胆大、小孢子发生及雌雄配子体发育(Ⅰ)．哈尔滨师范大学学报(自然科学版)，**5**(3)：63～73

朱学红，申家恒，1989b．东北龙胆的受精作用及其胚和胚乳的发育(Ⅰ)．哈尔滨师范大学学报(自然科学版)，**5**(4)：58～67

刘建全，何廷农，1996．黑边假龙胆的胚胎学研究．云南植物研究，**18**(2)：

李惠娟，王耀芝，1994．泰艽的胚胎学研究．西北植物学报，**14**(4)：243～248

何廷农，刘尚武，吴庆如，1988．中国植物志，第 62 卷．北京：科学出版社

Davis G L，1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York：John Wiley & Sons Inc

Eames A J，1961. Morphology of the Angiosperms. New York：McGraw-Hill Book Company Inc

Gillet J M，1957. A revision of the north American species of *Gentianella* Monch. Ann Miss Bot Gard **44**：195～269

Gopal K G，Puri V，1962. Morphology of the flower of some Gentianaceae with special reference to placentation. Bot Gaz，**124**：42～57

Holub J，1967. Neue Namen innerhalb der Gattungen Gentianella Moench，*Gentianopsis* Ma und *Comastoma*

(Wettst.) Toyokuni. Folia Geobot Phytotax, **2**: 115～120

Holub J, 1968. Einige neue nomenklatorische Kombinationen innerhalb der Gentianinae. Folia Geobot Phytotax, **3**: 217～218

Ho T N, Liu S W, 1990. The infrageneric classification of *Gentiana* (Gentianaceae). Bull Br Mus Nat Hist (Bot), **20**: 169～192

Heslop H Y, 1981. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. Nord J Bot, **1**: 401～420

Hutchinson J, 1959. The Families of Flowering Plants. Vol. 1. Dictyledons, 2d ed. Oxford: Clarendon Press

Johansen D A, 1950. Plant Embryology. Massushusetts: Waltham Press

Johri B M, 1984. Embryology of Angiosperm. Berlin: Springer-Verlag

Lindsey A A, 1940. Floral anatomy in the Gentianaceae. Amer J Bot., **27**: 640～651

Love A, Love D, 1956. Cytotaxonomic conspectus of Iceland flora. Acta Hort Gothob, **20**: 117

Love A, Love D, 1961. Chromosome numbers of central and northwest European plant species. Opera Bot, **5**: 581

Massias M, Carbonnier J, Molho D, 1982. Chemotaxonomy of *Gentianopsis*: xanthones, c-glycosylfalavonoids and carbohydrates. Biochem Syst Ecol, **10** (4): 319～328

Palser B F, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: embryology. Ann Miss Bot Gard, **62**: 621～646

Pringle J S, 1978. Sectional and subgenenric names in *Gentiana* (Gentianaceae). Sida, **7**: 232～247

Puri V, 1952. Placentation in angiosperms. Bot Rev, **18**: 603 ～651

Rao K S, Nagaraj M, 1982. Studies in Gentianaceae: Embryology of *Swertia minor* (Gentianinae). Can J Bot, **60**: 141～151

Scharfetter R, 1953. Biographien von Pflanzensippen. Berlin: Springer-Verlag

Steffen K, Landmann W, 1958. Entwicklungsgeschichtliche und cytologische Untersuchungen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* und *Impatiens glandulifera*. Planta, **50**: 423～460

Tobe H, 1989. The embryology of angiosperms: its brodad application to the systemtic and evolutionary study. Bot Mag (Tokyo), **102**: 351～367

Toyokuni H, 1961. Separation de Comastoma, genre nouveau, d'avec *Gentianella*. Bot Mag (Tokyo), **74**: 198

Toyokuni H, 1962. Further remarks to the genus *Comastoma*. Acta phytotax Geobot, **20**: 136～138

Wagenitz G, 1964. Gentianales. In Melchior H (ed.), Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, ed. 12, **2**: 405～424. Berlin: Springer-Verlag

图版说明 Explanation of Plates

图版 1 1～7. 示小孢子和花药壁的发育。1. 极幼小的花药横切面，示孢原。2. 四层花药壁形成：表皮层，药室内壁，中层，绒毡层和小孢子母细胞。3. 小孢子母细胞减数分裂 I 后期，中层已开始退化。4. 四面体型的小孢子四分体，绒毡层开始退化。5. 小孢子早期。6. 小孢子晚期。7. 散粉前的花粉粒和花药壁，示花药表皮层发达，柱状伸长，而药室内壁不发达，退化。(1. ×1200；2～7. ×740)

图版 2 8～19. 胚珠和胚囊发育。8. 花蕾横切，示八列成对沿心皮连接处着生的胚珠、腹缝线和典型侧膜胎座。9. 单一大孢子细胞。10. 大孢子母细胞减数分裂 I 中期及薄珠心，单珠被。11. 大孢子四分体。12. 合点端大孢子发育为功能大孢子，珠孔端三个大孢子退化。13. 单核胚囊及退化的大孢子。14～15. 二核胚囊及退化的大孢子。16～17. 为连续切片，四核胚囊。18～19. 为连续切片，八核胚囊。(8. ×200；19. ×370；9～11. 14，16，17～18. ×740；12～13. ×1400)

图版 3 20～31. 示反足细胞的变化和双受精。20. 八核胚囊开始分化，二极核形成。21～22. 为连续切片，示卵、二助细胞、次生核和反足细胞，二极核融合形成的次生核靠近卵细胞。23～24. 为连续切片，成熟胚囊，示反足细胞的膨大与分裂。25～27. 为连续切片成熟胚囊，示反足细胞和反足吸器。28. 花粉管破坏一助细胞进入胚囊，释放二精子。29. 附在极核上的精核。30. 附在卵核上的精核和宿存的花粉管。31. 受精完成后的初生胚乳核与合子。(20～27. ×740；28～31. ×1400)

图版 4 32～42. 示胚、胚乳的发育和反足细胞的退化。32. 顶细胞和基细胞，示二细胞原胚。33. 直线形四细胞原胚。34. 直线形八细胞原胚。35. 多细胞原胚。36. 多细胞原胚，示胚柄及分化的胚体。37. 蒴

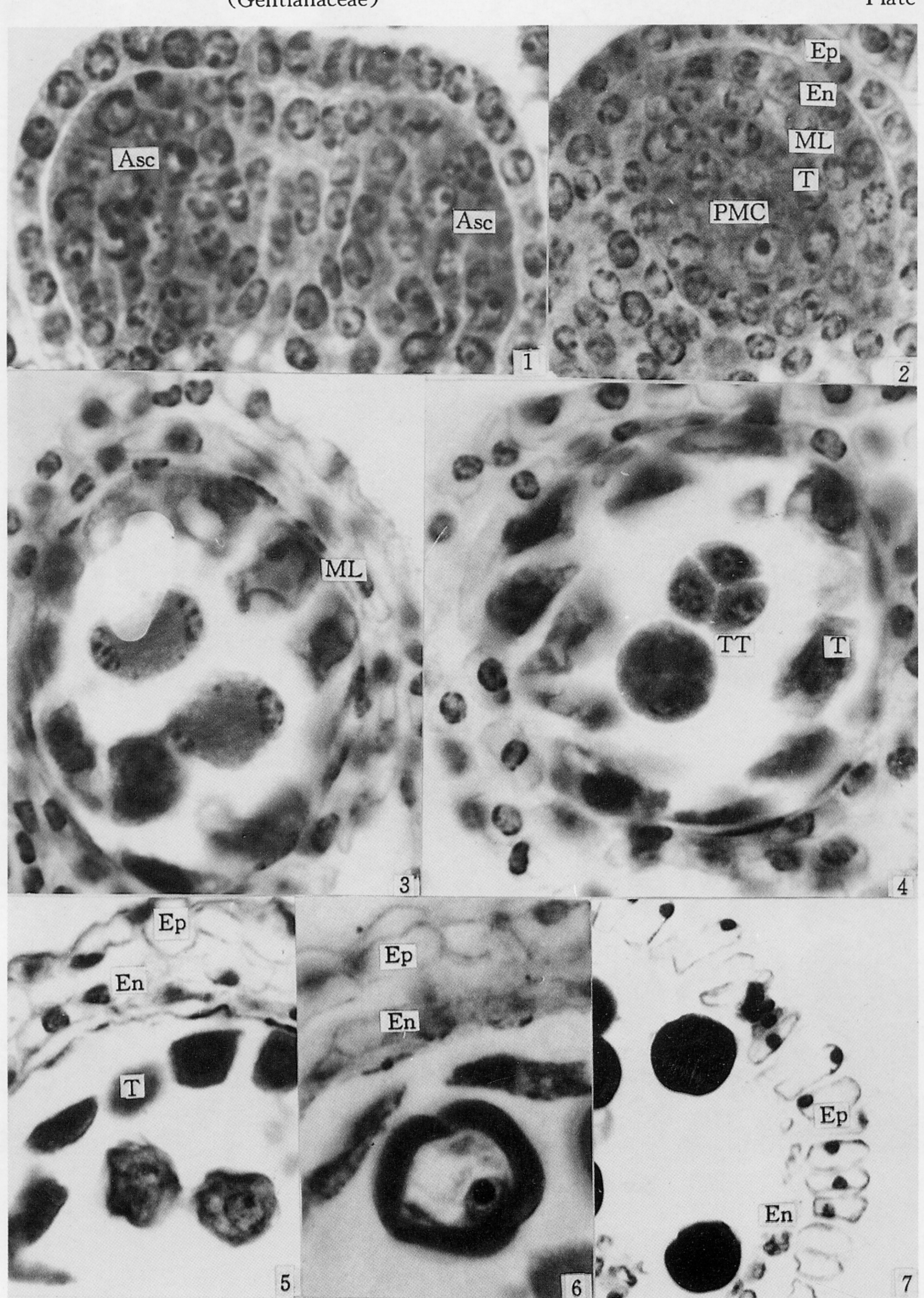
果开裂，种子散落时的胚只发育至球形胚晚期。38. 核型胚乳，示胚乳核同步有丝分裂。39. 退化的反足细胞，游离胚乳核常具 2～3 个核仁。40. 二细胞原胚时的胚乳及反足细胞。41. 四细胞原胚时位于游离胚乳核之外类似“外胚乳”的反足细胞。42. 八细胞原胚时细胞壁在胚乳核四周开始形成。(33,35～38,40～42. ×370;32,34,39. ×740)

Plate 1 1～7. Anther and microsporogenesis, TS of anther. 1. The archesporium cells differentiated under epidermis. 2. 4 layers of anther wall cells: epidermis (Ep), endothecium (En), middle layer (Ml) and tapetum (T). 3. AI of PMC meiosis. Also note the middle layer (Ml) ephemeral. 4. Tetrahedral tetrad (TT), also showing tapetum (T) degenerating. 5. Microspores just separated from the tetrad. 6. Singlenucleate pollen grain before first pollen mitosis, a large vacuole occupying the middle and the nucleus near the wall. 7. 3-nucleate pollen grains at the shedding stage and showing enlarged epidermis cells with fibrous thickiening and slightly degenerated endothecium (En). (1. ×1200; 2～7. ×740)

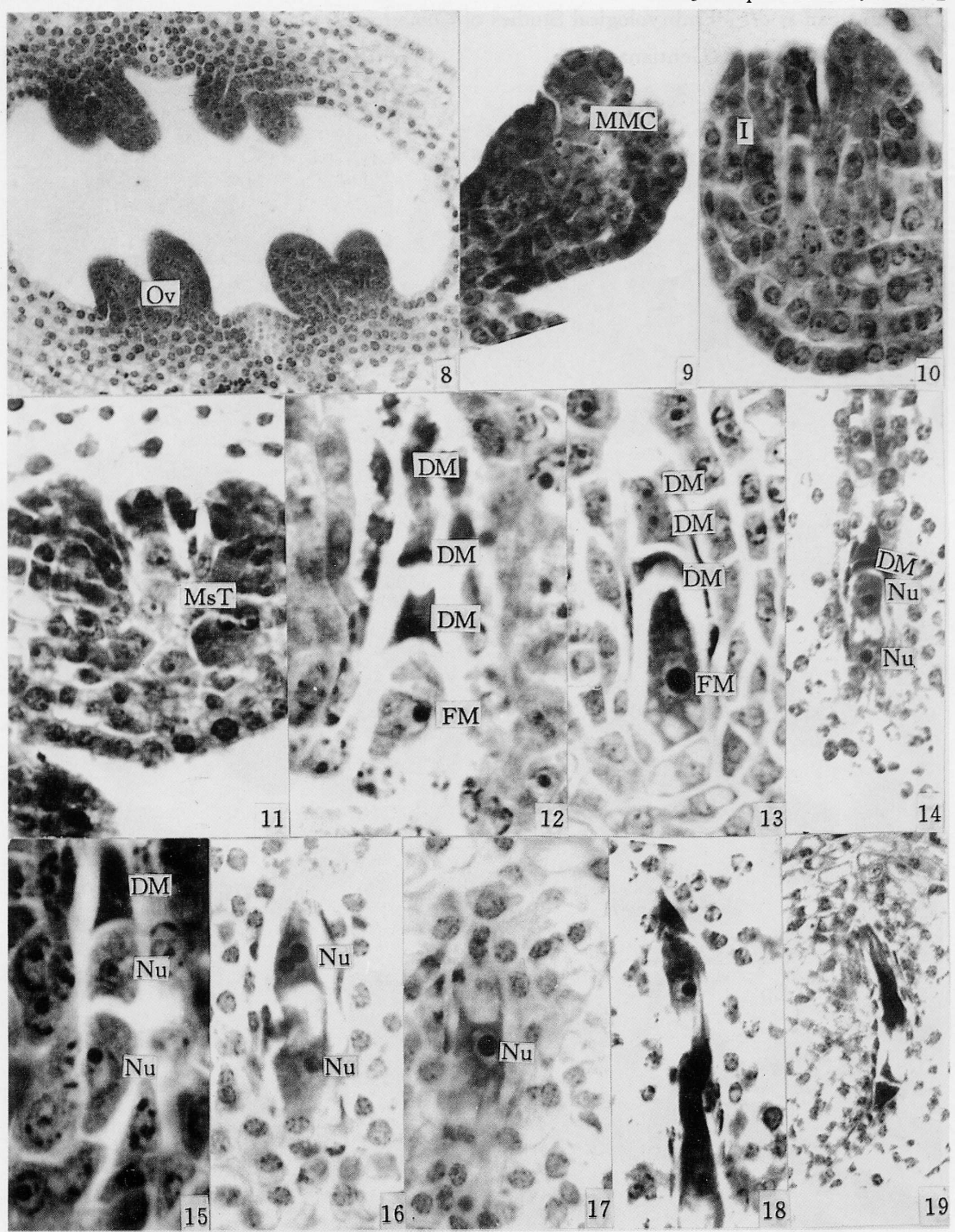
Plate 2 8～19. LS of ovaries. Ovaries, early ontogeny of ovule and development of the embryo sac. 8. LS of a young flower, showing eight rows of ovules situated at the carpel notches, typical parietal placentatin and ventrals. 9. A unitegmic ovule and a megaspore mother cell. 10. MI (Metaphase I) of MMC meiosis, also showing tenuinucellate ovule. 11. Linear megaspore tetrad. 12. The funtional chalazal megaspore (FM), other three megaspores degenerating (DM). 13. A single-nucleate embryo sac and showing other three degenerated megaspores. 14～15. The two-nucleate (Nu) embryo sac. 16～17. Successive sections of a four-nucleate embryo sac. 18～19. Successive sections of an eight-nucleate embryo sac. (8. ×200; 19. ×370; 9～11, 14, 16, 17～18. ×740; 12～13. ×1400)

Plate 3 20～31. LS of ovaries, mature embryo sac, double fertilization and enlargement and division of antipodal cells. 20. Differentiating eight-nucleate embryo sac, two developed polar nuclei. 21～22. Successive sections of mature embryo sac showing an egg (E), two synergids (Sy), a secondary nucleus (SN) near the egg and persistent enlarged antipodial cells. 23～24. Successive sections of a mature embryo sac showing division and enlargement of antipodial cells. 25～27. Successive sections of a mature embryo showing persistent, multiseriate and highly enlarged antipodal cells and antipodal cell haustorium. 28. Two sperms released by a pollen tube (PT) enter the embryo sac through a synerid cell. 29. The sperm nucleus nestling on the secondary nucleus. 30. The sperm nucleus nestling on the egg nucleus. 31. The zygote and the primary endosperm nucleus. (20～27 ×740; 29～31. ×1400)

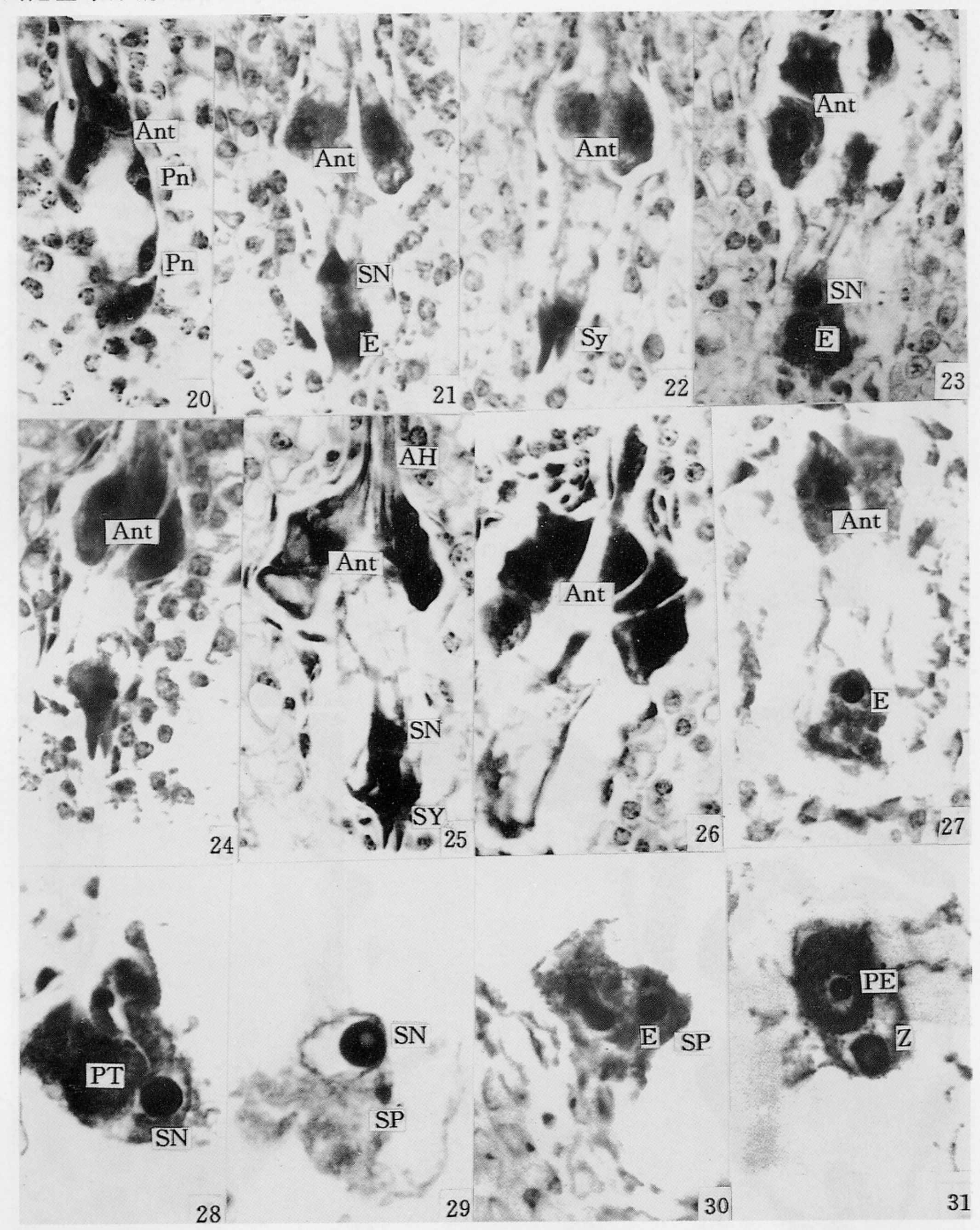
Plate 4 32～42. Development of the embryo, endosperm and degeneration of antipodal cells, LS of ovaries. 32. The terminal cell (Ca) and the basal cell (Cb), showing a two-celled proembryo and nuclear endosperm. 33. A linear four-celled proembryo. 34. A linear eight-celled proembryo. 35. A multi-celled proembryo. 36. A multi-celled proembryo, showing suspensor and differentiating proembryo. 37. Embryo at the late globular stage when seeds released from the capsule. 38. Simultaneous mitosis in free endosperm nuclei and persistent andipodal cells, 39. Degenerating antipodal cells, also showing each free endosperm nucleus with 2～3 nucleoli. 40. Free endosperm nuclei and antipodal cells at two-celled proembryo. 41. Showing a layer of antipodal cells like "out endosperm" just out of free endosperm nuclei at four-celled proembryo stage. 42. Walls formed in free endosperm nuclei at eight-celled proembryo. (33, 35～38, 40～42 ×370; 32, 34, 39. ×740)



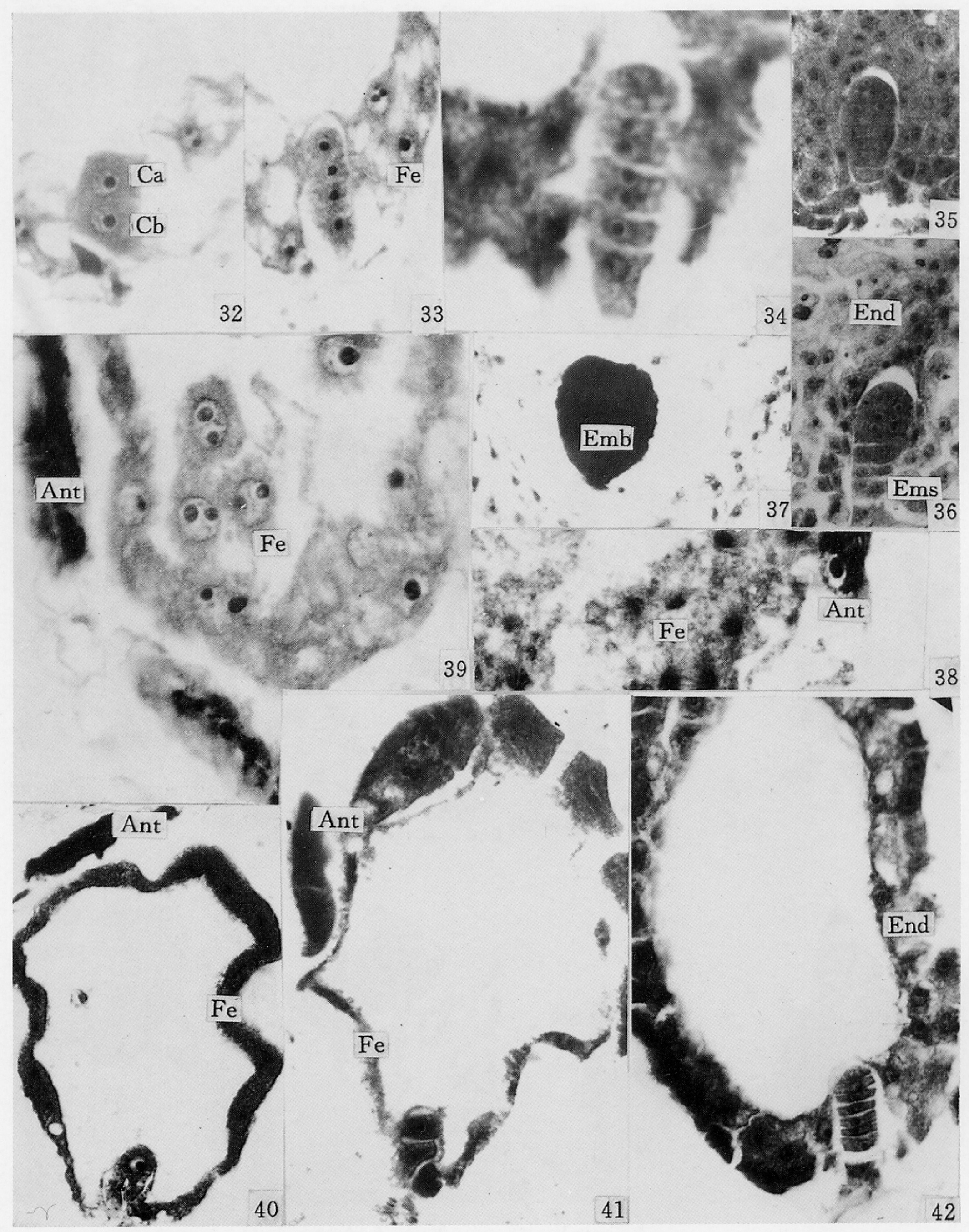
See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text